植 物 分 类 学 报 45 (2): 113–133(2007) doi:10.1360/aps06148
Acta Phytotaxonomica Sinica http://www.plantsystematics.com

单子叶植物高级分类阶元系统演化: *mat*K、*rbc*L和18S rDNA序列的证据

李晓贤 周浙昆*
(中国科学院昆明植物研究所 昆明 650204)

The higher-level phylogeny of monocots based on *mat*K, *rbc*L and 18S rDNA sequences

LI Xiao-Xian ZHOU Zhe-Kun*
(*Kunming Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204, China)

Abstract Two chloroplast (*mat*K and *rbc*L), and one nuclear (18S) genes from 86 families, 126 genera, and 151 species of angiosperms (including 58 families, 86 genera, and 101 species of monocots), representing all major lineages of monocots and the basal angiosperms, were analyzed using parsimony methods. The eumagnoliids composed of Magnoliales, Laurales, Canellales, and Piperales appear as sister to the whole monocots. The monophyly of monocots receives 98% bootstrap support in the combined analyses of three genes. The monophylies of nine clades of monocots (Alismatales s.l., Dioscoreales, Pandanales, Asparagales, Liliales, Arecales, Poales, Zingiberales, and Commelinales) and six clades of other angiosperms (Nymphaeales, eudicots, Magnoliales, Laurales, Piperales, and Canellales) were supported in the strict consensus tree of combined analyses. The results showed that the genus *Acorus* is the basalmost clade among extant monocots, followed by Alismatales s.l. (including Araceae and Tofieldiaceae). Petrosaviaceae are placed as a sister group of the clade comprising the Dioscoreales-Pandanales clade, Asparagales, Liliales and commelinoids. The sister-group relationships are strongly supported between Petrosaviaceae and the remaining monocots (except for Acoraceae and Alismatales s.l.), between Dioscoreales and Pandanales, and between Commelinales and Zingiberales in the combined analyses of two genes and three genes. However, the phylogenetic relationships among Asparagales, Liliales and commelinoids are still uncertain in current analyses. In commelinoids, the relationships of Arecales and Poales still need more research in future. Furthermore, it is noteworthy that the sister relationship between Petrosaviaceae and the remaining monocots (except for Acoraceae and Alismatales s.l.) and the monophylies of Dioscoreales and Asparagales were strongly supported with bootstrap values more than 90%, which generally received bootstrap values less than 50% in the previous studies. Considering the special position of Acoraceae and Petrosaviaceae, we support the taxonomical treatment of Acoraceae and Petrosaviaceae in their own order Acorales and Petrosaviales.

Key words monocots, Petrosaviaceae, phylogeny, *mat*K, *rbc*L, 18S rDNA.

摘要 基于两个叶绿体基因(*mat*K和*rbc*L)和一个核糖体基因(18S rDNA)的序列分析，对代表了基部被子植物和单子叶植物主要谱系分支的86科126属151种被子植物(单子叶植物58科86属101种)进行了系

———————————

2006-09-18 收稿, 2007-01-25 收修改稿。
基金项目：国家自然科学基金项目(30370096) (Supported by the National Natural Science Foundation of China, Grant No. 30370096)。
* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: zhouzk@mail.kib.ac.cn)。

统演化关系分析。研究结果表明由胡椒目Piperales、樟目Laurales、木兰目Magnoliales和林仙目Canellales构成的真木兰类复合群是单子叶植物的姐妹群。单子叶植物的单系性在3个序列联合分析中得到98%的强烈自展支持。联合分析鉴定出9个单子叶植物主要谱系(广义泽泻目Alismatales、薯蓣目Dioscoreales、露兜树目Pandanales、天门冬目Asparagales、百合目Liliales、棕榈目Arecales、禾本目Poales、姜目Zingiberales、鸭跖草目Commelinales)和6个其他被子植物主要谱系(睡莲目Nymphaeales、真双子叶植物、木兰目、樟目、胡椒目、林仙目)。在单子叶植物内，菖蒲目Acorales(菖蒲属*Acorus*)是单子叶植物最早分化的一个谱系，广义泽泻目(包括天南星科Araceae和岩菖蒲科Tofieldiaceae)紧随其后分化出来，二者依次和其余单子叶植物类群构成姐妹群关系。无叶莲科Petrosaviaceae紧随广义的泽泻目之后分化出来，无叶莲科和剩余的单子叶植物类群形成姐妹群关系，并得到了较高的支持率。继无叶莲科之后分化的类群形成两个大的分支：一支是由露兜树目和薯蓣目构成，二者形成姐妹群关系；另一支是由天门冬目、百合目和鸭跖草类复合群组成，三者之间的关系在单个序列分析和联合分析中不稳定，需要进一步扩大取样范围来确定。在鸭跖草类复合群分支内，鸭跖草目和姜目的姐妹群关系在3个序列联合分析和2个序列联合分析的严格一致树中均得到强烈的自展支持，获得的支持率均是100%。但是，对于棕榈目和禾本目在鸭跖草类中的系统位置以及它们和鸭跖草目-姜目之间的关系，有待进一步解决。值得注意的是，无叶莲科与其他单子叶植物类群(除菖蒲目和泽泻目外)的系统关系在本文中获得较高的自展支持率，薯蓣目和天门冬目的单系性在序列联合分析中都得到了较好的自展支持，而这些在以往的研究中通常支持率较低。鉴于菖蒲科和无叶莲科独特的系统演化位置，本文支持将其分别独立成菖蒲目和无叶莲目Petrosaviales的分类学界定。

关键词 单子叶植物；高阶分类阶元；系统发育；*mat*K; *rbc*L; 18S rDNA

最近几年的研究结果已经大大提高了我们对被子植物系统演化关系的认识(Chase et al., 1993; 陈之端，路安民, 1997; Soltis et al., 1997, 2000; Nandi et al., 1998; Savolainen et al., 2000a, b; Hilu et al., 2003; Cai et al., 2006; Qiu et al., 2006)。上述这些研究都可谓是大尺度系统演化研究的经典之作。尽管这些分析所获得的系统演化假设树之间存在显著的整体框架相似性(Soltis et al., 1997; Chase & Albert, 1998; Chase & Cox, 1998)和支端众多的小分支的强烈的内部支持率，但被子植物系统演化树高级分类阶元之间的系统演化关系支持率较低(仅有少数大分支得到较高的(>85%)自展支持)，从而降低了整个分支树的稳定性。此外，对上述这些从事被子植物大尺度系统演化关系研究的文献进行比较分析发现，上述被子植物大系统的研究中，单子叶植物的取样都比较稀疏，有的研究甚至由于取样较少的缘故，在讨论中对单子叶的系统学问题一笔带过或不加探讨，例如Soltis等(1997)基于18S rDNA的研究中，单子叶植物仅仅选取了27个种类做代表；Borsch等(2003)基于*trn*T-*trn*F基因的研究中，仅仅选取了菖蒲属*Acorus* L.，水椰属*Nypa* Steck，天南星科Araceae的*Orontium* L.属，岩菖蒲属*Tofieldia* Huds. 4个样品作为单子叶植物的类群代表；基于*rbc*L基因序列片段和形态数据联合分析的Nandi等(1998)的研究中，单子叶植物是作为一个整体参与分析的，因此文中对单子叶植物的内部系统演化关系不予讨论。

在过去的10年里，基于DNA数据分析的有关单子叶植物系统演化关系的论文不断地被发表(Chase et al., 1993, 1995a, b, 2000; Bharathan & Zimmer, 1995; Nadot et al., 1995; Davis et al., 1998; Fuse & Tamura 2000; Savolainen et al., 2000a, b; Graham et al., 2006)，这些研究或基于单个序列或基于两个序列或基于三个序列联合分析，基因序列涉及质体(*rbc*L、*rps4*、*atp*B)、线粒体(*atp*A)和核糖体(18S rDNA)。在上述单子叶植物高阶研究中，一些关键关系得到的支持率较低或者研究结果不一致，例如单子叶植物的姐妹群问题，

单子叶植物基部类群的构成，以及单子叶植物主要分支之间的关系。因此，通过增加新的分子性状和不同的类群取样来进一步检验是十分必要的。

基于2个基因组(叶绿体基因*mat*K和*rbc*L、核糖体基因18S rDNA)的分子数据，对86科126属151种被子植物(单子叶植物58科86属101种，单沟花粉类双子叶植物和三沟花粉类双子叶植物28科40属50种)的3个基因片段进行了系统演化分析。期望能够在较大的研究尺度上尝试探讨单子叶植物的姐妹群、基部类群以及主要谱系分支之间的系统关系问题。

1　材料和方法

1.1　实验材料

供试材料为新鲜叶片，样品采集后迅速在硅胶中干燥，回到实验室进行DNA提取及序列分析。凭证标本保存在中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN)及实验室。样品产地等信息详见表1。

1.2　总DNA提取

总DNA的提取采取CTAB法(Doyle & Doyle, 1987)并作适当修改。

1.3　PCR扩增

18S rDNA基因的扩增根据Bult等(1992)设计的引物C-18L和N-NS_1扩增。*rbc*L基因的扩增根据Feng等(1998)设计的引物1F和1496R。*mat*K基因由于是*trn*K序列的内含子，在本文这样大的样品跨度内，直接扩增*mat*K序列，类群几乎没有通用引物而言，所以笔者根据Johnson和Soltis (1994)设计的通用引物*trn*K-2R和*trn*K-3914F，扩增*trn*K全序列，参考该类群的GenBank中近缘种的*mat*K序列，利用DNA*中EditSeq剪切*trn*K两端内含子的序列(共约1000 bp)，从而得到*mat*K序列片段。扩增反应在PE公司的9600型PCR仪上进行，反应体系均为50 μL。3个序列的50 μL扩增反应体系是：内含25–60 ng DNA模板、0.1 μmol/L引物、0.4 mmol/L dNTP、1.5 U *Taq*酶、50 mmol/L Tris-HCl (pH=8.3)、1.5 mmol/L $MgCl_2$。扩增程序为: 97 ℃预变性3 min，然后按下列条件循环30–35次: 94 ℃变性1 min, 48–55 ℃退火1.5 min, 72 ℃延伸1.5–2 min。30–35个循环后72 ℃延伸7 min。

1.4　测序

*rbc*L序列的PCR产物经低熔点琼脂糖凝胶电泳后，割胶回收，用Watson's Purification Kit纯化后直接用于测序反应。18S rDNA和*mat*K序列的PCR产物经Watson's Purification Kit纯化后，经过连接-转化-铺板-筛选目的菌落-摇菌形成菌液，再测序。18S rDNA和*rbc*L序列的测序引物和其扩增引物一致，*mat*K序列除直接用扩增引物作为测序引物对每个扩增片段的正、反链进行测序外，我们还用DNA*软件中的PrimerSelect软件设计了25个内接引物，以增加序列拼接的可靠性(表3)。测序反应在9600型PCR仪上进行，反应体积为5 μL。测序反应体积为10 μL: 5.7 μL H_2O, 1 μL Template DNA, 3 μL Bigdye, 0.3 μL primer, 反应程序为: 96 ℃ 10 s, 50 ℃ 5 s, 60 ℃ 4 min，共30个循环。产物经纯化后，分别在薄壁管中加入15 μL TSR，充分混匀后，变性，测序在ABI 3730自动测序仪上进行。序列数据已输入美国生物信息中心(NCBI)的GenBank中(表1和表2中带*的类群)。其余序列均从GenBank中获得(表2)。

表1 用于分子系统学的补充实验材料来源、凭证标本及GenBank序列号

Table 1 Materials collected by this paper, vouchers and GenBank accession numbers used in the molecular analysis

科名 Family	种名 Species	采集地点 Locality	凭证标本 Voucher	序列号 GenBank accession No.		
				18S rDNA	*mat*K	*rbc*L
芒苞草科 Acanthochlamydaceae	芒苞草 *Acanthochlamys bracteata* P. C. Ko	四川稻城 Daocheng, Sichuan	涂铁要 (T. Y. Tu) 0401 (KUN)	AY952411	AY952413	
鸭跖草科 Commelinaceae	穿鞘花 *Amischotolype hispida* (Less. & A. Rich.) Hong	中国科学院昆明植物研究所植物园 Botanic Garden of KIB, CAS, Yunnan	李晓贤 (X. X. Li) 0405 (KUN)	AY952410		
棕榈科 Arecaceae	三药槟榔 *Areca triandra* Roxb. ex Buch.-Ham.	中国科学院昆明植物研究所植物园 Botanic Garden of KIB, CAS, Yunnan	李晓贤 (X. X. Li) 0404 (KUN)	AY952409	AY952428	
马兜铃科 Aristolochiaceae	尾花细辛 *Asarum caudigerum* Hance	中国科学院昆明植物研究所植物园 Botanic Garden of KIB, CAS, Yunnan	李晓贤 (X. X. Li) 0403 (KUN)	AY952408	AY952420	AY952433
凤梨科 Bromeliaceae	水塔花 *Billbergia pyramidalis* (Sims) Lindl.	中国科学院昆明植物研究所植物园 Botanic Garden of KIB, CAS, Yunnan	李晓贤 (X. X. Li) 0402 (KUN)	AY952407	AY952422	
水鳖科 Hydrocharitaceae	水筛 *Blyxa japonica* (Miq.) Maxim.	云南西双版纳 Xishuangbanna, Yunnan	李晓贤 (X. X. Li) 0305 (KUN)	AY952406		
花蔺科 Butomaceae	花蔺 *Butomus umbellatus* L.	中国科学院武汉植物园水生植物圃 Aquatic Plant Garden of WBG, CAS	李晓贤 (X. X. Li) 0315 (KUN)		AY952416	
泽泻科 Alismataceae	泽苔草 *Caldesia parnassifolia* (Bassi ex L.) Parl.	原产黑龙江吉林，由武汉大学王青峰采集赠送 Jilin, Heilongjiang	王青锋 (Q. F. Wang) 088 (KUN)	AY952405	AY952427	
棕榈科 Arecaceae	短穗鱼尾葵 *Caryota mitis* Lour.	中国科学院昆明植物研究所植物园 Botanic Garden of KIB, CAS, Yunnan	李晓贤 (X. X. Li) 0401 (KUN)		AY952414	
莎草科 Cyperaceae	伞草 *Cyperus alternifolius* L.	中国科学院昆明植物研究所植物园 Botanic Garden of KIB, CAS, Yunnan	李晓贤 (X. X. Li) 0406 (KUN)	AY952404	AY952421	
水鳖科 Hydrocharitaceae	海菖蒲 *Enhalus acoroides* (L. f.) Steud.	海南文清港浅海滩 Beach of Wenqingwan, Hainan	李晓贤 (X. X. Li) 014 (KUN)	AY952403		
谷精草科 Eriocaulaceae	褐色谷精草 *Eriocaulon pullum* T. Koyama	云南西双版纳巴库 Baku, Xishuangbanna, Yunnan	李晓贤 (X. X. Li) 06 (KUN)	AY952402	AY952430	
丝粉藻科 Cymodoceaceae	二药藻 *Halodule uninervis* (Forssk.) Asch.	海南榆林湾浅海滩 Beach of Yulinwan, Hainan	李晓贤 (X. X. Li) 013 (KUN)	AY952401	AY952424	AY952436
水鳖科 Hydrocharitaceae	喜盐草 *Halophila ovalis* (R. Br.) Hook. f.	海南榆林湾浅海滩 Beach of Yulinwan, Hainan	李晓贤 (X. X. Li) 012 (KUN)	AY952400		
水鳖科 Hydrocharitaceae	黑藻 *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle	云南大理洱海 Erhai, Dali, Yunnan	李晓贤 (X. X. Li) 04 (KUN)	AY952399		
水鳖科 Hydrocharitaceae	水鳖 *Hydrocharis dubia* (Bl.) Backer	中国科学院武汉植物园水生植物资源圃 Aquatic Plant Garden of WBG, CAS	李晓贤 (X. X. Li) 011 (KUN)	AY952398		

表1 (续)　Table 1 (continued)

科名 Family	种名 Species	采集地点 Locality	凭证标本 Voucher	序列号 GenBank accession No.		
				18S rDNA	*mat*K	*rbc*L
黄花蔺科 Limnocharitaceae	*Hydrocleys nymphoides* Buch.	Trop. S. America	Chungmo 04022 (KUN)	AY952397		
鸢尾科 Iridaceae	蝴蝶花 *Iris japonica* Thunb.	中国科学院昆明植物研究所植物园 Botanic Garden of KIB, CAS, Yunnan	李晓贤 (X. X. Li) 07 (KUN)	AY952396		
黄花蔺科 Limnocharitaceae	黄花蔺 *Limnocharis flava* Buch.	中国科学院武汉植物园水生植物圃 Aquatic Plant Garden of WBG, CAS	李晓贤 (X. X. Li) 010 (KUN)	AY952395		
棕榈科 Arecaceae	蒲葵 *Livistona chinensis* (Jacq.) R. Br.	中国科学院昆明植物研究所植物园 Botanic Garden of KIB, CAS, Yunnan	李晓贤 (X. X. Li) 08 (KUN)		AY952423	
木兰科 Magnoliaceae	木莲 *Manglietia fordiana* Oliv.	中国科学院昆明植物研究所植物园 Botanic Garden of KIB, CAS, Yunnan	李晓贤 (X. X. Li) 09 (KUN)	AY952394	AY952412	
兰花蕉科 Lowiaceae	*Orchidantha fimbriata* Holttum	中国科学院华南植物园姜园 Ginger Garden of SCBG, CAS	李晓贤 (X. X. Li) 0309 (KUN)	AY952393	AY952417	
水鳖科 Hydrocharitaceae	海菜花 *Ottelia acuminata* (Gagnep.) Dandy	云南，大理洱海 Erhai, Dali, Yunnan	李晓贤 (X. X. Li) 0303 (KUN)	AY952392	AY952432	AY952435
露兜树科 Pandanaceae	露兜树 *Pandanus tectorius* Sol.	中国科学院西双版纳热带植物园 XTBG, CAS	李晓贤 (X. X. Li) 0307 (KUN)	AY952391	AY952418	AY952439
田葱科 Philydraceae	田葱 *Philydrum lanuginosum* Banks ex Gaertn.	台湾宜兰 (宜兰社区大学邱锦和老师赠送) Yilan, Taiwan, China	李晓贤 (X. X. Li) 0316 (KUN)	AY952390	AY952429	
眼子菜科 Potamogetonaceae	穿叶眼子菜 *Potamogeton perfoliatus* L.	云南剑川剑湖 Jianhu, Jianchuan, Yunnan	李晓贤 (X. X. Li) 0303 (KUN)	AY952389	AY952425	AY952437
泽泻科 Alismataceae	长喙毛茛泽泻 *Ranalisma rostratum* Stapf.	由武汉大学王青峰采集赠送，原产湖南茶陵 (Chaling, Hunnan)	王青锋 (Q. F. Wang) 1089 (KUN)	AY952388	AY952415	AY952438
黑三棱科 Sparganiaceae	短序黑三棱 *Sparganium glomeratum* Laest. ex Beurl.	云南中甸硕都湖 Shuodu Lake, Zhongdian, Yunnan	李晓贤 (X. X. Li) 0302 (KUN)	AY952387	AY952426	AY952440
水鳖科 Hydrocharitaceae	泰来藻 *Thalassia hemprichii* (Ehrenb.) Asch.	海南榆林湾浅海滩 Beach of Yulinwan, Hainan	李晓贤 (X. X. Li) 0308 (KUN)	AY952386		
香蒲科 Typhaceae	水烛 *Typha angustifolia* L.	中国科学院昆明植物研究所植物园 Botanic Garden of KIB, CAS, Yunnan	李晓贤 (X. X. Li) 010 (KUN)	AY952385	AY952419	AY952434
水鳖科 Hydrocharitaceae	苦草 *Vallisneria natans* Hara	云南洱源洱海 Erhai, Eryuan, Yunnan	李晓贤 (X. X. Li) 0301 (KUN)	AY952384	AY957575	
黑药花科 Melanthiaceae	毛穗藜芦 *Veratrum maackii* Regel	South American	Chungmo 0425 (KUN)	AY952383		
龙舌兰科 Agavaceae	丝兰 *Yucca filamentosa* L.	中国科学院昆明植物研究所植物园 Botanic Garden of KIB, CAS, Yunnan	李晓贤 (X. X. Li) 011 (KUN)	AY952382	AY952431	

表2 用于分子系统学的实验材料及GenBank序列号

Table 2 Materials and GenBank accession numbers used in the molecular anlysis

科名 Family	属名 Genus	种名 Species	18S rDNA	*mat*K	*rbc*L
Acanthochlamydaceae	*Acanthochlamys* P. C. Ko	*A. bracteata* P. C. Ko	*AY952411	*AY952413	
Araceae	*Acorus* L.	*A. calamus* L.	L24078	AB040154	D28865
Agavaceae	*Yucca* L.	(a) *Y. australis* (Engelm.) Trel. (b) *Y. filamentosa* L.	*(b) AY952382	*(b)AY952431	(a) AB088820
Alismataceae	*Alisma* L.	*A. plantago-aquatica* L.	AF197585	AF542573	L08759
Alismataceae	*Caldesia* Parl.	*C. parnassifolia* (Bassi ex L.) Parl.	*AY952405	*AY952427	AY169494
Alismataceae	*Ranalisma* Stapf	*R. rostratum* Stapf.	*AY952388	*AY952415	*AY952438
Alliaceae	*Allium* L.	(a) *A. altaicum* Pall. (b) *A. grayi* Regel (c) *A. thunbergii* G. Don	(c) AF168825	(b) AB017307	(a) AF206731
Alstroemeriaceae	*Alstroemeria* L.	*Alstroemeria* sp.		AB017328	Z77254
Alstroemeriaceae	*Bomarea* Mirbel	*B. hirtella* Herb.	AF206871		Z77255
Amaryllidaceae	*Clivia* Lindl.	(a) *C. miniata* (Lindl.) Regel (b) *C. nobilis* Lindl.	(b)AF206889	(a)AB017278	(b)AF116950
Amborellaceae	*Amborella* Baill.	*A. trichopoda* Baill.	U42497	AF543721	L12628
Annonaceae	*Annona* L.	*A. muricata* L.	AF206850	AF543722	AY743440
Araceae	*Gymnostachys* R. Br.	*G. anceps* R. Br.	AF069200	AB040177	AB088806
Araceae	*Spathiphyllum* Schott	(a) *S. wallisii* Hort. (b) *S. floribundum* (Lind. & Andre) N. E. Br.	(a)AF207023	(b) AF542575	(a)AJ235807
Arecaceae	*Areca* L.	*A. triandra* Roxb. ex Buch.-Ham.	*AY952409	*AY952428	AJ404819
Arecaceae	*Calamus* L.	*C. caesius* Bl.	AF168828		AY044619
Arecaceae	*Caryota* L.	*C. mitis* Lour.	AF168831	*AY952414	AJ404790
Arecaceae	*Livistona* R. Br.	*L. chinensis* (Jacq.) R. Br.	*AY952394	*AY952423	AJ404757
Arecaceae	*Phoenix* L.	*P. dactylifera* L.	AY012354	AB040211	AY012468
Aristolochiaceae	*Aristolochia* L.	*A. macrophylla* Lam.	AF206855	AB060742	L12630
Aristolochiaceae	*Asarum* L.	*A. caudigerum* Hance	*AY952408	*AY952420	*AY952433
Aristolochiaceae	*Saruma* Oliv.	*S. henryi* Oliv.	L24417	AF543748	L12664
Asparagaceae	*Asparagus* L.	(a) *A. cochinchinensis* (Lour.) Merr. (b) *A. falcatus* L.	(b) AF069205	(a) AB029804	(a) AB029849
Atherospermataceae	*Doryphora* L.	(a) *D. sassafras* Endl. (b) *D. aromatica* (F. M. Bailey) L. S. Sm.	(a) AF293754	(a) AF542568	(b) L77211
Atherospermataceae	*Laurelia* Juss.	(a) *L. novae-zelandiae* A. Cunn. (b) *L. sempervirens* (Ruiz & Pav.) Tul.	(a) AF206950	(b) AJ627928	(a)AF206788
Austrobaileyaceae	*Austrobaileya* C. T. White	*A. scandens* C. T. White	U42503	AF465286	L12632
Blandfordiaceae	*Blandfordia* Sm.	*B. punicea* Sweet	AF206869	AB017315	Z73694
Boryaceae	*Borya* Labill.	(a) *B. septentrionalis* F. Muell. (b) *B. sphaerocephala* R. Br.	(a) AF206872	(b) AF542577	(a)AF206741
Bromeliaceae	*Billbergia* Thunb.	*B. pyramidalis* (Sims) Lindl.	*AY952407	*AY952422	
Bromeliaceae	*Glomeropitcairnia* Mez	*G. penduliflora* (Griseb.) Mez	AF168847	AY614030	L19975
Burmanniaceae	*Burmannia* L.	*B. biflora* L.	AF168827		AF206742
Butomaceae	*Butomus* L.	*B. umbellatus* L.		*AY952416	AY149345
Cabombaceae	*Cabomba* Aubl.	*C. caroliniana* A. Gray	AF206878	AF543729	M77027
Calycanthaceae	*Calycanthus* L.	*C. floridus* L.	U38318	AF543730	AY642861
Canellaceae	*Canella* P. Br.	*C. winteriana* (L.) Gaertn.	AF206879	AF543731	AJ131928
Cannaceae	*Canna* L.	*C. indica* L.	AF069221	AF434862	L05445
Ceratophyllaceae	*Ceratophyllum* L.	*C. demersum* L.	U42517	AF543732	D89473
Chloranthaceae	*Chloranthus* Sw.	(a) *C. brachystachys* Bl. (b) *C. spicatus* (Thunb.) Makino	(b) D29787	(a) AF543733	(a) AY236835

表2 (续) **Table 2** (continued)

科名 Families	属名 Genus	种名 Species	18S rDNA	*mat*K	*rbc*L
Chloranthaceae	*Hedyosmum* Sw.	*H. arborescens* Sw.	AF206925		L12649
Colchicaceae	*Colchicum* L.	(a) *C. autumnale* L. (b) *C. speciosum* Steven.	(a) U42072	(b) AB040181	(b) L12673
Commelinaceae	*Amischotolype* Hassk.	(a) *A. hispida* (Less. & A. Rich.) Hong (b) *A. monosperma* (Clarke) Turner	*(a) AY952410		(b) AF312239
Commelinaceae	*Weldenia* Schult. f.	*W. candida* Schult. f.		AF434875	AF312245
Costaceae	*Costus* L.	*C. barbatus* Suess.	AF069222	AY041046	L05447
Cyclanthaceae	*Carludovica* Ruiz & Pav.	*C. palmata* Ruiz & Pav.	AF293756	AB088793	AF197596
Cymodoceaceae	*Halodule* Endl.	*H. uninervis* (Forssk.) Asch.	*AY952401	*AY952424	*AY952436
Cyperaceae	*Cyperus* L.	*C. alternifolius* L.	*AY952404	*AY952421	M91627
Dasypogonaceae	*Dasypogon* R. Br.	*D. bromeliifolius* R. Br.	AJ417898		AF206758
Degeneriaceae	*Degeneria* Bailey & Sm.	*D. vitiensis* I. W. Bailey & A. C. Smith	AF206898	AB055549	L12643
Dioscoreaceae	*Dioscorea* L.	(a) *D. alata* L. (b) *D. polygonoides* Humb. & Bonpl.	(b) AF206903	(a)AB040208	(b) AJ235803
Eriocaulaceae	*Eriocaulon* L.	(a) *E. pullum* T. Koyama (b) *E. septangulare* (Hill) Druce	(a)*AY952402	(a)*AY952430	(b)AF036877
Eupomatiaceae	*Eupomatia* R. Br.	*E. bennettii* F. Muell.	AF469771		L12644
Euryalaceae	*Euryale* Salisb.	*E. ferox* Salisb.	AF096694	AF092994	M77035
Ginkgoaceae	*Ginkgo* L.	*G. biloba* L.	D16448	AF456370	AJ235804
Haemodoraceae	*Anigozanthos* Labill.	*A. flavidus* DC.	AF069214	AB088796	AB088829
Hanguanaceae	*Hanguana* Bl.	*H. malayana* Merr.	AF387604	AB088800	AB088830
Heliconiaceae	*Heliconia* L.	*H. rostrata* Ruiz & Pav.	AF168850	AF434867	AF378767
Hernandiaceae	*Gyrocarpus* Jacq.	(a) *G. americana* Jacq. (b) *Gyrocarpus* sp.	(a) AF206923		(b) L12647
Hernandiaceae	*Hernandia* L.	(a) *H. nymphaeifolia* (C. Presl) Kubitzki (b) *H. ovigera* L.		(a) AJ247165	(b) L12650
Himantandraceae	*Galbulimima* Bailey	*G. belgraveana* F. M. Bailey	AF206916	AY220441	L12646
Hyacinthaceae	*Bowiea* Harv. ex Hook. f.	*B. volubilis* Harv. ex Hook. f.	U42067	AB088790	Z69237
Hyacinthaceae	*Hyacinthus* L.	*H. orientalis* L.	AF168853	AB017320	AF116995
Hydrocharitaceae	*Blyxa* Noronha ex Thw.	*B. japonica* (Miq.) Maxim.	*AY952406	AB002566	AB004886
Hydrocharitaceae	*Enhalus* Rich.	*E. acoroides* (L. f.) Steud.	*AY952403	AB002569	AB004889
Hydrocharitaceae	*Halophila* Thouars	*H. ovalis* (R. Br.) Hook. f.	*AY952400	AB002570	AB004890
Hydrocharitaceae	*Hydrilla* Rich.	*H. verticillata* (L. f.) Royle	*AY952399	AB002571	AB004891
Hydrocharitaceae	*Hydrocharis* L.	*H. dubia* (Bl.) Backer	*AY952398	AB002572	AB004892
Hydrocharitaceae	*Ottelia* Pers.	*O. acuminata* (Gagnep.) Dandy	*AY952392	*AY952432	*AY952435
Hydrocharitaceae	*Thalassia* Koenig	*T. hemprichii* (Ehrenb.) Asch.	*AY952386	*AB002577	AB004897
Hydrocharitaceae	*Vallisneria* L.	(a) *V. natans* Hara (b) *V. asiatica* Miki	(a)*AY952384	(a)*AY957575	(b) AB004898
Hydropeltidaceae	*Brasenia* Schreb.	*B. schreberi* J. F. Gmel.	AF096693	AF543727	M77031
Hypoxidaceae	*Rhodohypoxis* Nel	*Rh. milloides* (Bak.) Hilliard & Burtt	AF207008	AY368377	Z77280
Iridaceae	*Iris* L.	(a) *I. japonica* Thunb. (b) *I. missouriensis* Nutt.	* (a) AY952396	(a) AB088786	(b) AY149365
Ixiolirionaceae	*Ixiolirion* Fisch.	*I. tataricum* Herb.	AF206940	AB017327	AY149366
Juncaceae	*Juncus* L.	*J. effusus* L.	AF206944	AB088803	AY216612
Lactoridaceae	*Lactoris* Phil.	*L. fernandeziana* Phil.	U42783	AF543739	L08763
Lardizabalaceae	*Akebia* Decne.	*A. quinata* (Houtt.) Decne.	L37905	AB069851	L12627
Lauraceae	*Sassafras* Nees & Eberm	(a) *S. albidum* (Nutt.) Nees. (b) *S. tzumu* (Hemsl.) Hemsl.	(a) AF207014	(b) AF244391	(a) AF206819

表2 (续) **Table 2** (continued)

科名 Families	属名 Genus	种名 Species	18S rDNA	*mat*K	*rbc*L
Liliaceae	*Lilium* L.	*L. superbum* L.	AF206952	AB024546	L12682
Liliaceae	*Clintonia* Raf.	*C. borealis* (Ait.) Raf.	AF168833	AB024542	D17372
Liliaceae	*Scoliopus* Torr.	*S. hallii* S. Wats.	AF207018	AB056849	AB056848
Limnocharitaceae	*Hydrocleys* Rich.	*H. nymphoides* Buch.	*AY952397	AB002580	AB004900
Limnocharitaceae	*Limnocharis* Bonpl.	*L. flava* Buch.	*AY952395	AB088778	AB088807
Lowiaceae	*Orchidantha* N. E. Br.	*O. fimbriata* Holttum	AF168865	*AY952417	L05456
Luzuriagaceae	*Drymophila* R. Br.	*D. moorei* Baker		AB040180	AB088812
Magnoliaceae	*Liriodendron* L.	*L. tulipifera* L.	AF206954	AF123480	AF190430
Magnoliaceae	*Magnolia* L.	*M. tripetala* L.	AF206956	AF548649	AF206791
Magnoliaceae	*Manglietia* Bl.	*M. fordiana* Oliv.	*AY952393	*AY952412	L12658
Melanthiaceae	*Chamaelirium* Willd.	*C. luteum* L.	AF206884	AB040196	AF206749
Melanthiaceae	*Veratrum* L.	*V. maackii* Regel	*AY952383	AB040183	AB018849
Melanthiaceae	*Xerophyllum* Michx.	*X. tenax* Nutt.	AF207057		AJ131949
Monimiaceae	*Hedycarya* Forst.	*H. arborea* Forst.	AF206924	AJ627927	L12648
Monimiaceae	*Peumus* Molina	*P. boldus* Molina	AF206988	AJ247183	AF206807
Musaceae	*Musella* (Franch.) Wu	*M. lasiocarpa* (Franch.) C. Y. Wu	AF168862	AF478909	AF243844
Myristicaceae	*Knema* Lour.	(a) *K. latericia* Elmer (b) *K. laurina* Warb.	(a) AF206946	(b) AY220450	(a) L12653
Nartheciaceae	*Narthecium* Huds.	(a) *N. asiaticum* Maxim. (b) *N. ossifragum* (L.) Huds.	(b) AF309411	(a) AB040162	(b)AY149348
Nelumbonaceae	*Nelumbo* Adans.	(a) *N. nucifera* Gaertn. (b) *N. lutea* Willd.	(b) L75835	(a) AF543740	(a) M77033
Nymphaeaceae	*Barclaya* Wall.	*B. longifolia* Wall.	AF206863	AF092982	M77028
Nymphaeaceae	*Nuphar* Sm.	*N. variegata* Durand	AF096695	AF092979	M77029
Nymphaeaceae	*Nymphaea* L.	*N. odorata* Aiton	AF096696	AF543742	M77034
Nymphaeaceae	*Victoria* Lindl.	(a) *V. amazonica* (Poepp.) J. C. Sowerby (b) *V. cruziana* A. D. Orb.	(b) AF096698	(a) AF092991	(b) M77036
Orchidaceae	*Cypripedium* L.	(a) *C. calceolus* Walt. (b) *C. passerinum* Richards.	(a) AF069208	(a)AY557208	(b)AF074142
Orchidaceae	*Oncidium* Sw.	*O. excavatum* Lindl.	U42791	AY368423	AF074201
Pandanaceae	*Pandanus* Parkinson	*P. tectorius* Sol.	*AY952391	*AY952418	*AY952439
Petrosaviaceae	*Japonolirion* Nakai	*J. osense* Nakai	AF206942	AB040161	AY149349
Philydraceae	*Philydrella* Caruel	*P. pygmaea* (R. Br.) Caruel	AF206990	AF434870	AY298845
Philydraceae	*Philydrum* Banks ex Gaertn.	*P. lanuginosum* Banks ex Gaertn.	*AY952390	*AY952429	U41596
Pinaceae	*Pinus* L.	*P. elliottii* Engelm.	D38245	AB080931	AB081075
Piperaceae	*Piper* L.	(a) *P. betle* L. (b) *P. nigrum* L.	(a) AF206992	(b)AB040153	(b) AY298847
Platanaceae	*Platanus* L.	*P. occidentalis* L.	U42794	AF543747	L01943
Poaceae	*Oryza* L.	*O. sativa* L.	AF069218	AF148650	AJ746297
Poaceae	*Zea* L.	*Z. mays* L.	AF168884	NC 001666	Z11973
Pontederiaceae	*Pontederia* L.	*P. cordata* L.	AF168871	AF434872	U41592
Potamogetonaceae	*Potamogeton* L.	*P. perfoliatus* L.	*AY952389	*AY952425	*AY952437
Rapateaceae	*Stegolepis* Klotzsch ex Körn.	*S. ligulata* Maguire		AY614013	AY614379
Restionaceae	*Restio* Rottb.	*R. tetraphyllus* Labill.	AF207006	AF164379	AF206816
Ruscaceae	*Ruscus* L.	*R. aculeatus* L.	AF168873	AB029801	AB088822
Saururaceae	*Saururus* L.	*S. cernuus* L.	U42805	AF543749	L14294
Smilacaceae	*Smilax* L.	(a) *S. china* L. (b) *S. glauca* Walt.	(b) AF207022	(a) AB040204	(b)AF206822
Sparganiaceae	*Sparganium* L.	*S. glomeratum* Laest. ex Beurl.	*AY952387	*AY952426	*AY952440
Stemonaceae	*Stemona* Lour.	*S. japonica* Franch. & Sav.	AF207028	AB040210	AB088826
Tofieldiaceae	*Pleea* Michx.	*P. tenuifolia* Michx.	AF206995	AF465301	AB183416

表2 (续) **Table 2** (continued)

科名 Families	属名 Genus	种名 Species	18S rDNA	*mat*K	*rbc*L
Tofieldiaceae	*Tofieldia* Huds.	(a) *T. calyculata* Wahlenb. (b) *T. racemosa* (Walt.) Britton, Sterns & Poggenb.	(a) AF207043	(b) AB040160	(a)AJ235798
Typhaceae	*Typha* L.	*T. angustifolia* L.	*AY952385	*AY952419	*AY952434
Winteraceae	*Drimys* J. R. Forst. & G. Forst.	*D. winteri* J. R. Forst. & G. Forst.	U42823	AY437816	AY572261
Winteraceae	*Tasmannia* R. Br. ex DC.	*T. lanceolata* Smith	AF094566	AF543735	AY298851
Zannichelliaceae	*Zannichellia* L.	*Z. palustris* L.	AF168883		U03725
Zingiberaceae	*Zingiber* P. Mill.	*Z. gramineum* Noronha	U42081	AF478902	L05465
Zosteraceae	*Zostera* L.	*Z. noltii* Hornem.	AF207058	AB096170	U80733

表示本论文产生的序列。 Sequences produced in this paper.

表3 本文为测序*mat*K基因片段设计的引物
Table 3 The primers of *mat*K designed for this present paper

基因片段 Gene fragment	扩增的样品名称 Sample	引物组成 Primer
*mat*K (sense)	*Ranalisma rostratum*	TACCTTGCTCTGACCATATC
*mat*K (sense)	*Halodule uninervis*	AGAGTGGAGATAGATGTGTA
*mat*K (antisense)	*Halodule uninervis*	GGTTTTATGTTTACGAGCCA
*mat*K (sense)	*Sparganium glomeratum*	AATCGGTCCAAATTGGCTTAC
*mat*K (antisense)	*Sparganium glomeratum*	TTGTTGATTGGATTCCCTG
*mat*K (sense)	*Butomus umbellatus*	TCAGAATCCGATAAATCAGTCC
*mat*K (antisense)	*Butomus umbellatus*	AAGAAGATCCGTTGACTGG
*mat*K (sense)	*Limnocharis flava*	ATGACCATATCGCACTATGT
*mat*K (sense)	*Orchidantha fimbriata*	TAATTGGGACTATGGTATCG
*mat*K (sense)	*Pandanus tectorius*	CCCGAACCTAATCTTTGC
*mat*K (antisense)	*Pandanus tectorius*	ATTACGGATTGGAGACGG
*mat*K (sense)	*Acanthochlamys bracteata*	TGCCAGAAATTGACAAGGTG
*mat*K (antisense)	*Manglietia fordiana*	ACCGACTTACTAATGGGATG
*mat*K (sense)	*Livistona chinensis*	AATAAGAGGAAGAACTGGGACT
*mat*K (antisense)	*Livistona chinensis*	AGATAGATTAGTGCCTGATG
*mat*K (sense)	*Cyperus alternifolius*	AATTTAATTGGAGATGGATG
*mat*K (antisense)	*Cyperus alternifolius*	CGGGAAAAGATGAATGAG
*mat*K (sense)	*Billbergia pyramidalis*	TTTATTCCAAAGTCAAAAGAGC
*mat*K (sense)	*Yucca filamentosa*	ATCGGCCCAGATCGGCTTAC
*mat*K (sense)	*Philydrum lanuginosum*	ATTCCGTTCTCGCTCCATTA
*mat*K (antisense)	*Philydrum lanuginosum*; *Typha angustifolia*	GGTCCTTCTGTTCTGTG
*mat*K (sense)	*Asarum caudigerum*	AACGGCTTACTAATGGGGTGC
*mat*K (antisense)	*Typha angustifolia*; *Billbergia pyramidal*	TCGGTCCAGATCGGCTTAC
*mat*K (sense)	*Caldesia parnassifolia*	AGGAATAATCGGAACTAGAGTC
*mat*K (antisense)	*Caldesia parnassifolia*; *Limnocharis flava*; *Ranalisma rostratum*; *Yucca filamentosa*	TCCAAAGTCAAAAGAGCG

1.5 排序和系统发育分析

序列的编辑和拼接用DNA*软件包中的EditSeq和SeqMan两个软件完成，边界根据GenBank中的近缘种序列确定。排序由DNA*的MEGALIGN完成，适当做手工调整。空位(gap)作缺失(missing)处理。18S rDNA单个数据矩阵以及联合矩阵中的18S rDNA序列矩阵中的24个排序不确定的位点被删除(Soltis et al., 1997)。排好的序列用PAUP 4.08b软件(Swofford, 2001)在苹果机上进行系统发育分析。首先对各个序列进行单独分析，然后将各序列分别合并在一起，进行不同方式的联合分析。以简约性为标准，采用启发式(heuristic)搜索策略, 100次随机序列加入，选用如果最小支长为0则折叠分支的选项, TBR支长交换，每步只保存10个树，得到的系统树分支的可靠性评价使用自展分析(bootstrap), 100次重复取样, 100次随机序列加入。外类群的选择参考了Chase等(1993)和Zanis等(2003)

的研究，选取了裸子植物的银杏科Ginkgoaceae和松科Pinaceae两个科作为外类群。

2 结果

2.1 单个序列分析结果

经MEGALIGN软件排序和手工调整后，在对位排列矩阵中(包括从GenBank中下载的相关序列)，18S rDNA 序列矩阵总长度为1716 bp，排除24个排序不确定的位点后(192–197, 461–466, 635–641, 1341–1344)，参与分析的1692 位点中有594个变异位点，其中390个(23%)为信息位点。*rbc*L序列矩阵总长度为1308 bp，其中变异位点为661个(占整个分析数据的50.53%)，信息位点有504个(占整个分析数据的 38.53%)。*mat*K序列矩阵总长度为1720个位点，变异位点1440个(占整个分析数据的83.72%)，含系统演化信息的位点有1204个(占整个分析数据70%)。和18S rDNA和*rbc*L两个序列相比，尽管*mat*K序列进化速率较快，插入、删除、缺失位点较多，比对较为困难，但信息位点显然要多。

基于MP系统发生分析方法构建的*rbc*L和*mat*K序列系统发育树在拓扑结构上存在较高的相似性，但二者和18S rDNA构建的系统发育树在拓扑图上及内部分支关系自展支持率上存在较大的差异。基于18S rDNA序列构建的系统假设关系支持：除菖蒲目Acorales(菖蒲属*Acorus*)之外，其余的单子叶植物构成一个单系类群，但支持率低于50%，但内部仅有少数类群形成较明确的分支，各个目级之间的关系很不明确，得到的分支支持率也较弱。18S rDNA序列插入、缺失事件很少，比较容易排序，但是信息位点只有23%，因此基于18S rDNA序列单独分析形成的系统演化假设拓扑图不能够完全解决单子叶植物内部主要分支的界定和之间的关系。在*rbc*L序列分析中，单子叶植物(包括菖蒲属)形成一个自然的独立类群，胡椒目Piperales是单子叶植物的姐妹群，但姐妹群关系得到的自展值<50%。单子叶植物内部的主要分支多数形成了单系，并且目级分类单元之间的关系也部分地得到暗示，尽管这些关系的支持率普遍不高。对于单子叶植物的姐妹群关系上，*mat*K序列分析的结果和*rbc*L序列分析的结果不一致。*mat*K序列构建的系统假设关系表明单子叶植物的姐妹群不是一个单独的类群，而是由金粟兰目Chloranthales、真双子叶植物eudicots、金鱼藻目Ceratophyllales、真木兰类复合群eumagnoliids四个分类单元聚集构成的一个单系分支(59%)。

2.2 两个序列联合分析的结果

*mat*K和*rbc*L序列联合矩阵总长度为3038个位点，变异位点为2107个(占整个分析数据的69.35%)，带有系统演化信息的位点有1710个(占整个分析数据56.29%)。经启发式搜索后共获得72个最大简约树，图1a和图1b分别显示了*mat*K和*rbc*L序列联合分析的72棵最大简约树的严格一致树和严格一致树的主要分支关系的缩略图。

2.3 三个序列联合分析

经MEGALIGN软件排序和手工调整后，联合矩阵的总长度为4731个位点，变异位点为2674个(占整个分析数据的56.52%)，带有系统演化信息的位点2056个(占整个分析数据43.46%)。经启发式搜索后共获得2个同等最大简约树。树长为18004，*CI*=0.2364，*HI*=0.7636。

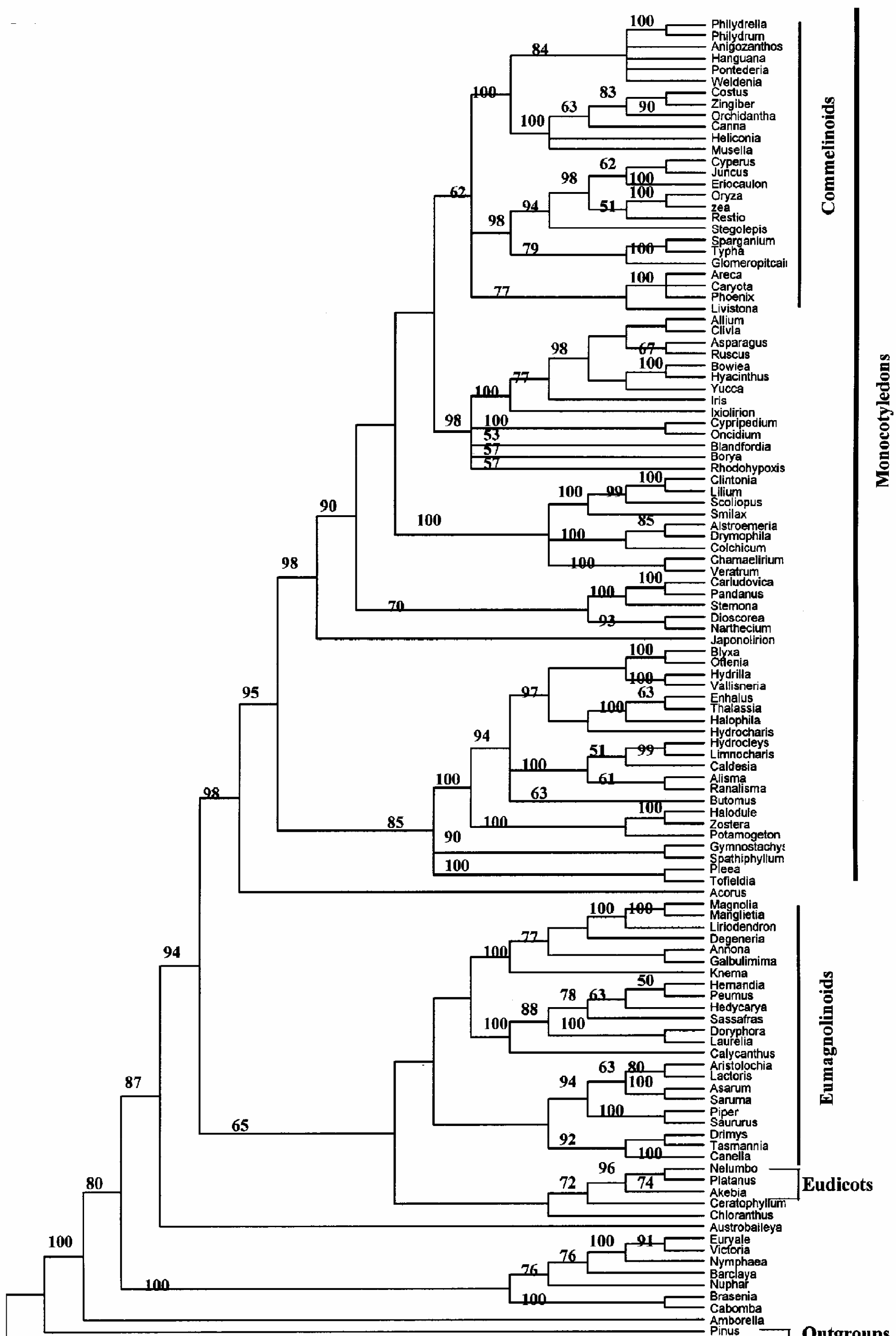


图1a　基于*mat*K和*rbc*L联合分析的72个同等简约树的严格一致树　树长14055，*CI*=0.2598，*RI*=0.5658；分支上部为自展支持率(%)。

Fig. 1a.　The strict consensus tree of 72 most parsimonious trees with tree length=14055 steps, *CI*=0.2598, *RI*=0.5658, based on *mat*K and *rbc*L data sets.　Bootstrap values (%) are showed above branches.

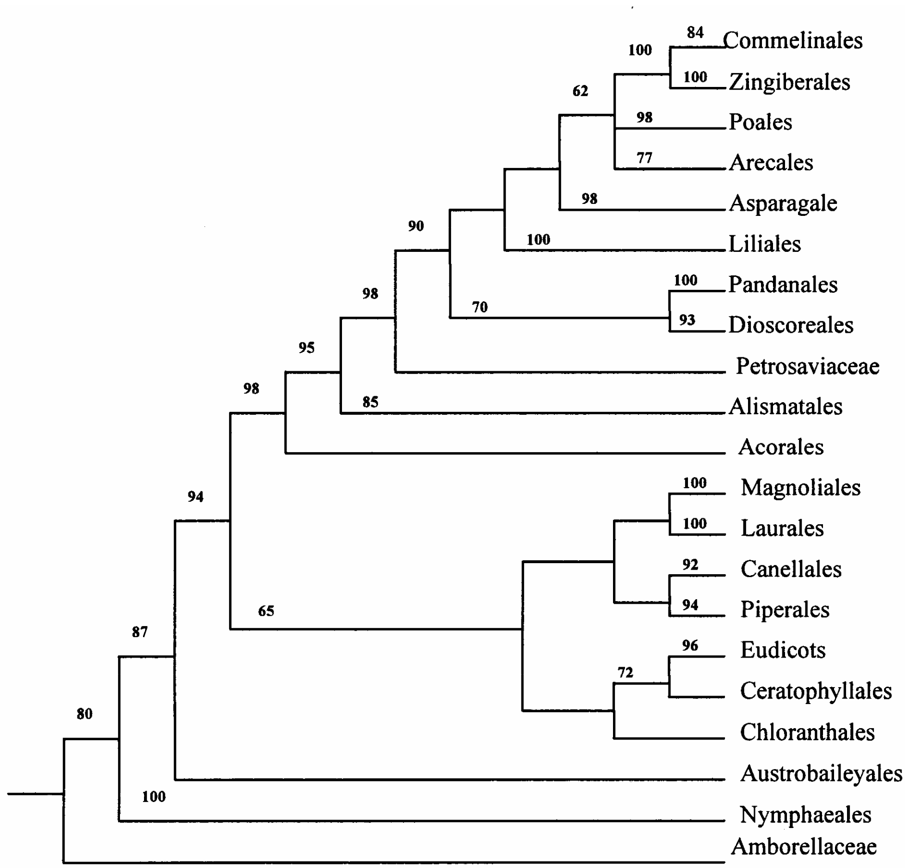


图**1b** *mat*K和*rbc*L序列联合分析所获得的72个最大简约树的严格一致树的主要分支关系简略 分支上面为支持率(%)。
Fig. 1b. The outline of strict consensus tree of 72 most parsimonious trees, based on combined analyses of *mat*K & *rbc*L data sets. Bootstrap values (%) are showed above branches.

图2a和图2b分别显示了3个序列联合分析的2棵最大简约树的严格一致树和严格一致树的主要分支关系的缩略图。从整个框架来看，互叶梅科Amborellaceae、睡莲目Mymphaeales和木兰藤目Austrobaileyales依次是被子植物最早分化的谱系，顺次成为其他被子植物的姐妹群，得到的自展值分别是88%、86%和90%。金鱼藻目Ceratophyllales和真双子叶植物之间是姐妹群的关系(<50%)，二者构成的分支是除互叶莲科、睡莲目和木兰藤目之外的被子植物谱系的姐妹群(<50%)。金粟兰目和真木兰类复合群在金鱼藻目-真双子叶植物分支之后依次分化出来。真木兰类复合群形成一个单系类群(<50%)，其内部目级谱系分化成二歧分支：木兰目Magnoliales (100%)和樟目Laurales (96%)形成姐妹群关系(<50%)，胡椒目Piperales (65%)和林仙目Canellales (91%)形成姐妹群关系(<50%)，木兰目-樟目和胡椒目-林仙目又构成姐妹群关系(<50%)。

三个序列联合分析的严格一致树表明单子叶植物的姐妹群是真木兰类复合群，但该姐妹群关系得到的自展支持率小于50%。

单子叶植物作为一个单系类群得到了98%的强烈的自展值支持。在单子叶植物内，

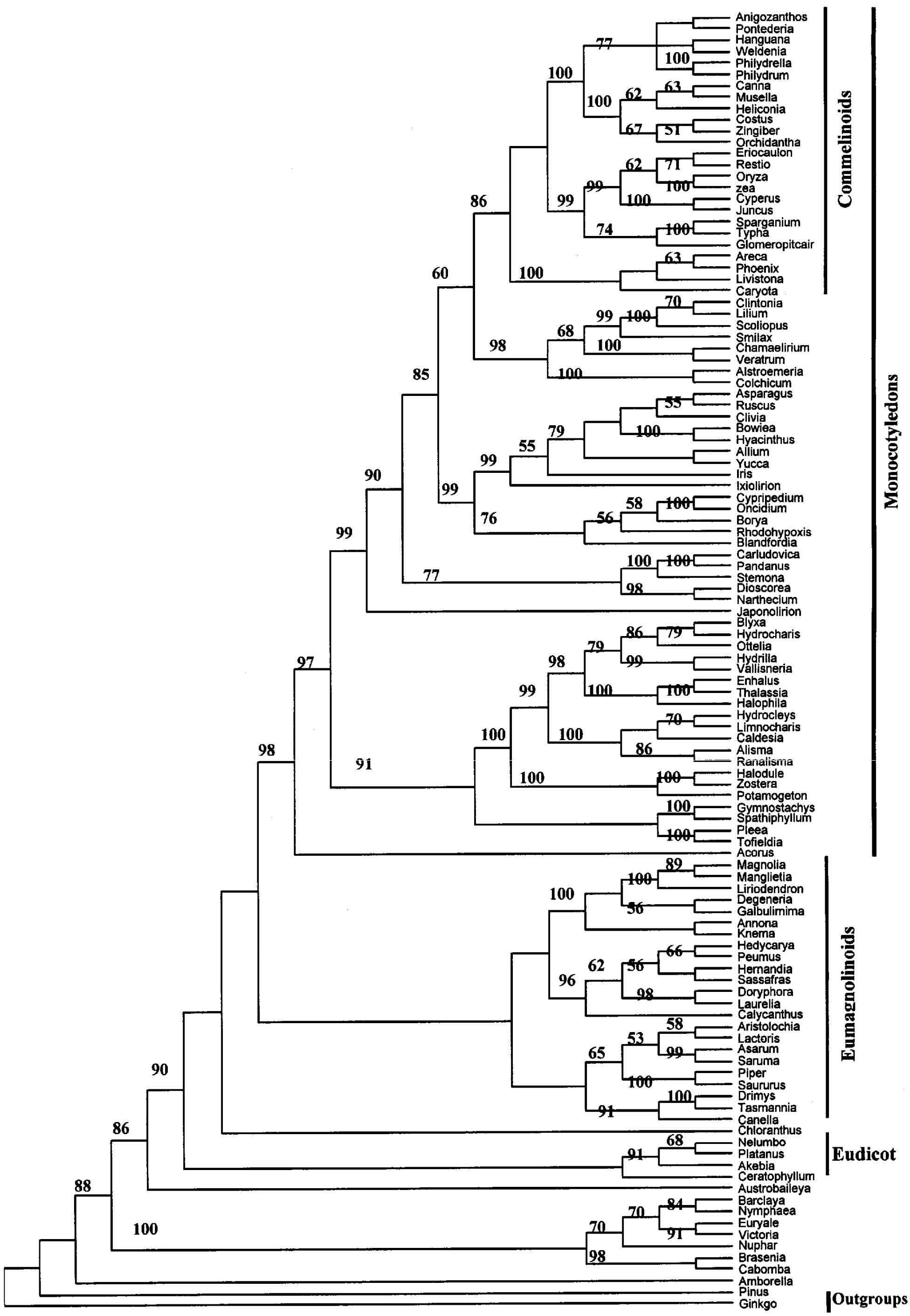


图2a　基于三个序列联合分析的2个同等简约树的严格一致树　树长18004, *CI*=0.2364, *RI*=0.5019；分支上部为分支支持率(%)。

Fig. 2a.　The strict consensus tree of two most parsimonious trees with tree length=18004 steps, *CI*=0.2598, *RI*=0.5658, based on combined analyses of three sequences data sets.　Bootstrap values (%) are showed above branches.

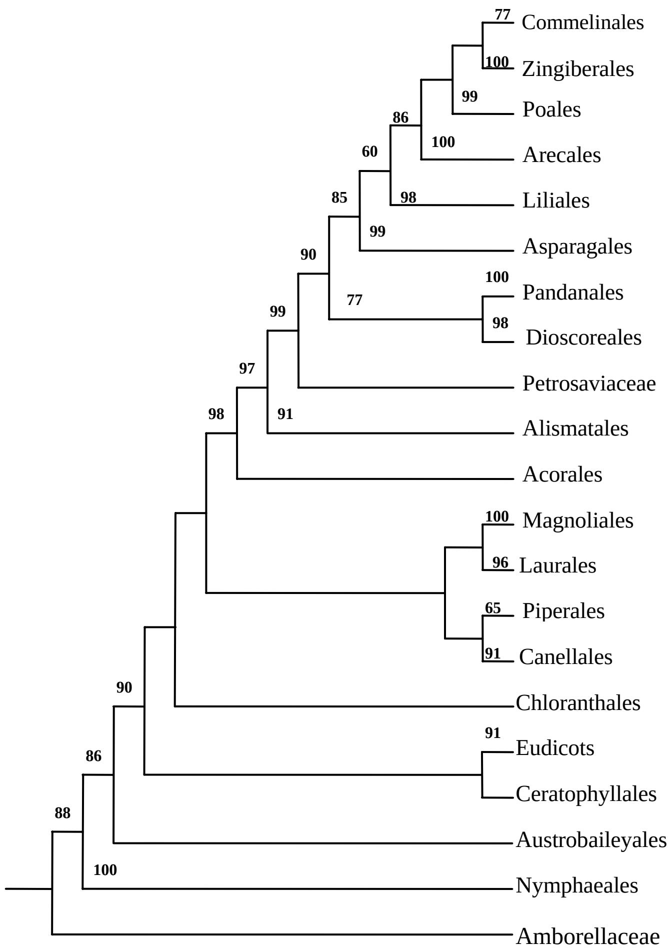


图2b 基于3个序列联合分析的2个最大简约树的严格一致树的主要分支关系简略 分支上面为支持率(%)。
Fig. 2b. The outline of strict consensus tree of two most parsimonious trees, based on combined analyses of three sequences data sets. Bootstrap values (%) are showed above branches.

菖蒲目(菖蒲属)是单子叶植物最早分化的一个谱系，菖蒲目和其余单子叶植物之间的系统演化关系得到97%的强烈自展值支持。广义的泽泻目Alismatales(包括天南星科Araceae和岩菖蒲科Tofieldiaceae)紧随其后分化出来，该分支作为一个单系类群得到91%的自展支持。广义泽泻目内分化成两大分支：一支是由天南星科和岩菖蒲科组成，二者构成姐妹群的关系；另一支是由狭义泽泻目类群组成，狭义泽泻目作为一个单系类群得到了100%的强烈的自展值支持。狭义泽泻目内也形成两大分支：一支是由眼子菜科Potamogetonaceae、大叶藻科Zosteraceae和丝粉藻科Cymodoceaceae组成，眼子菜科位于基部，大叶藻科和丝粉藻科是姐妹群关系(100%)；另一支是由其余的狭义泽泻目类群组成，其中，黄花蔺科Limnocharitaceae的黄花蔺属*Limnocharis*和*Hydrocleys*均网结在泽泻科内，因此黄花蔺科作为科级类群在3个序列联合分析结果中未得到支持。广义的泽泻目和除菖蒲目之外的单子叶植物类群形成姐妹群关系(97%)。无叶莲科Petrosaviaceae是单子

叶植物第三个最基部分支，紧随广义的泽泻目之后分化出来，无叶莲科和剩余的单子叶植物类群形成姐妹群关系，并得到了较高的支持率(90%)。继无叶莲科之后分化的类群形成两个大的分支：一支是由露兜树目Pandanales和薯蓣目Dioscoreales构成，二者形成姐妹群的关系；另一支是由天门冬目Asparagales、百合目Liliales和鸭跖草类复合群组成，天门冬目位于基部，成为百合目和鸭跖草类复合群的姐妹群(85%)。鸭跖草类复合群作为一个单系类群得到86%的自展值支持，内部4个目级谱系之间的系统演化关系在3个序列联合分析中基本得到了较好的解决：4个目级谱系的单系均得到了较好的自展支持；棕榈目Arecales (100%)位于基部，禾本目Poales (99%)紧随其后，姜目Zingiberales (100%)和鸭跖草目Commelinales (77%)形成姐妹群关系(100%)。但是，棕榈目作为鸭跖草类复合群的基部分支得到的支持率低于50%，所以该复合群的基部分支问题还有待进一步研究。

由拓扑图可以看出，3个序列联合分析和2个序列联合分析构建的系统演化框架基本一致。相对于2个序列联合分析而言，基于3个序列联合分析所鉴定出的11个单子叶植物主要谱系和10个其他被子植物谱系获得的支持率普遍有所提高(单子叶植物主要谱系：菖蒲目、广义泽泻目、无叶莲科、薯蓣目、露兜树目、天门冬目、百合目、棕榈目、禾本目、姜目、鸭跖草目；其他的被子植物谱系有：互叶梅科、睡莲目、木兰藤目、金鱼藻目、真双子叶植物、金粟兰目、木兰目、樟目、林仙目、胡椒目)。与2个序列联合分析的结果相比, 3个序列联合分析所获得的拓扑图在主要谱系之间的系统演化关系上主要存在以下几个方面的改良：一是单子叶植物的姐妹群显示是真木兰类复合群，但真木兰类复合群作为一个单系类群及其与单子叶植物二者之间的姐妹群关系得到的自展值支持率均小于50%；二是广义泽泻目形成单系类群，并且得到91%的自展值支持，其内部类群间的关系也得到了较好的解决；三是狭义泽泻目作为一个单系类群也得到了100%的自展值支持；四是鸭跖草类复合群作为一个单系类群得到了86%的自展支持；五是天门冬目和百合目-鸭跖草类复合群之间形成姐妹群关系(60%)，百合目和鸭跖草类复合群形成姐妹群关系，并得到100%的自展支持；六是鸭跖草类复合群内部的关系基本得到了解决。

3　讨论

3.1　*mat*K、*rbc*L和18S rDNA序列的系统学意义

比较3个序列联合分析、2个序列分析和单个序列的结果发现，在3个序列联合分析的严格一致树中鉴定出的11个单子叶植物主要谱系和10个其他被子植物谱系中(单子叶植物主要谱系：鸭跖草目、姜目、禾本目、棕榈目、百合目、天门冬目、露兜树目、薯蓣目、无叶莲科、广义泽泻目、菖蒲目；其他的被子植物主要谱系有：真木兰类复合群、金粟兰目、真双子叶植物、金鱼藻目、木兰藤目、睡莲目、互叶梅科)，基因片段各自的表现能力差距很大。从各个序列单独分析和联合分析鉴定出的主要分支的数目和支持率可以看出(表4)，多个基因联合分析鉴定的分支的数目优于单个基因片段的分析，并且分支的支持率普遍有所提高。单个基因序列分析和联合基因序列分析所得的系统发育分析结果比较发现(表4)，3个基因序列联合分析和2个基因序列联合分析鉴定出的主要谱系分

支是一致的，不同的是前者的分支支持率得以提高。在3个序列各自的单独分析中，*mat*K序列表现能力优于*rbc*L和18S rDNA序列，而且18S rDNA序列构建的系统树鉴定的主要分支最少，即使是鉴定出分支，该分支的支持率较弱或没有获得支持率。这种现象暗示*mat*K序列和*rbc*L两个进化速率较快的序列比较适合单子叶植物高级分类阶元之间系统演化关系的研究。而18S rDNA基因序列不能够为单子叶植物系统发育重建提供足够的信息，比较适合更大尺度的被子植物高级分类阶元之间的系统发育重建。因此，对于18S rDNA序列片段，本文的研究结果支持Hillis和Dixon (1991)的观点: 18S rDNA进化速率较慢，比较适合解决稍晚于古草本类植物分化事件之后的主要谱系间的关系。

表**4** 单个基因和多个基因系统演化能力表现

Table 4 Comparison of bootstrap support for major groups in separate and combined analyses

Main clades	*mat*K+*rbc*L+18S rDNA	*mat*K+*rbc*L	*mat*K	*rbc*L	18S rDNA
鸭跖草目Commelinales	77%	84%	91%	98%	#
姜目Zingiberales	100%	100%	100%	<50%	#
禾本目Poales	99%	98%	98%	<50%	<50%
棕榈目Arecales	100%	77%	100%	100%	67%
百合目Liliales	98%	100%	100%	76%	#
天门冬目Asparagales	99%	98%	73%	<50%	#
露兜树目Pandanales	100%	100%	98%	#	<50%
薯蓣目Dioscoreales	98%	93%	100%	#	#
无叶莲科Petrosaviaceae	<50%	<50%	<50%	<50%	<50%
广义泽泻目Alismatales s.l.	91%	85%	86%	58%	#
菖蒲目Acorales	<50%	<50%	<50%	<50%	<50%
真木兰类复合群eumagnoliids	<50%	<50%	<50%	#	#
金粟兰目Chloranthales	<50%	<50%	<50%	64%	<50%
真双子叶植物eudicots	91%	96%	#	100%	<50%
金鱼藻目Ceratophyllales	<50%	<50%	#	<50%	<50%
木兰藤目Austrobaileyales	<50%	<50%	<50%	<50%	<50%
睡莲目Nymphaeales	100%	100%	100%	100%	<50%
互叶梅科Amborellaceae	<50%	<50%	<50%	<50%	<50%

#表示该分支不是单系，“%”表示自展支持率。

indicates the clade is not monophyletic, and “%” indicates bootstrap values.

3.2 单子叶植物主要谱系之间的系统演化关系

单子叶植物是一个单系类群的观点已经得到了大多数系统学研究者的支持，并且均获得了一定程度的自展支持率(如Chase et al., 1993; Duvall et al., 1993; Soltis et al., 1997; Davis et al., 2004; Cai et al., 2006; Graham et al., 2006; Qiu et al., 2006)。Qiu和Palmer (2004)基于线粒体*nad1*基因内含子序列的分析结果支持排除菖蒲属和广义泽泻目后其余单子叶植物构成一个独立的单系类群(90%的自展支持率)。基于8个基因序列片段(*atp1*、*mat*R、*nad5*、*atp*B、*mat*K、*rbc*L、*rpoC2*、18S rDNA)的联合分析，Qiu等(2006)的分析结果支持单子叶植物的单系性(最大似然法100%和最大简约法99%强烈自展支持率)。Graham等(2006)以99%的强烈自展支持率支持单子叶植物为独立的单系类群，而Cai等(2006)以100%的自展支持率支持该单系类群。本文分析结果支持单子叶植物成为单系类群，并在3个基因联合分析中得到98%的强烈自展支持率。就单子叶植物内的系统演化关系而言，本文基于单个基因和多个基因联合分析结果得到的系统演化分支树类似于Chase等(2000)的*rbc*L序列、*atp*B序列和18S rDNA的联合分析结果。但是，本文的3个序列联合分

析的拓扑图比其他的有关研究获得更高的支持率和可靠性。在Chase等(2000)的3个基因片段联合分析中, 没有得到支持率(<50%)的一些分支在本研究中都得到了较高的自展支持率, 这些分支包括: (1)除菖蒲目、广义泽泻目和无叶莲科之外的其余的单子叶植物类群构成的单系分支, 支持率为90%; (2)薯蓣目作为一个单系类群得到98%的强烈的自展值支持; (3)天门冬目作为一个单系类群得到99%的强烈的自展值支持。

此外, 特别值得注意的是, 无叶莲科、薯蓣目、露兜树目、百合目、天门冬目和鸭跖草类复合群之间多系的系统演化关系(Chase et al., 2000), 在本研究中关系较为明朗。APG II (2003)分类系统中位置不确定的无叶莲科, 在本文的3个序列联合分析和两个序列联合分析结果中表明: 无叶莲科是由露兜树目、薯蓣目、天门冬目、百合目和鸭跖草类复合群构成的分支的姐妹群, 姐妹群关系得到90%的强烈的自展支持。基于无叶莲科的特殊系统位置, 本文支持吴征镒等(2003)的观点, 将其独立成无叶莲目Petrosaviales的分类学界定。露兜树目(100%)和薯蓣目(98%)之间的姐妹群关系在本文的*mat*K序列单独分析以及2个序列和3个序列联合分析中都得到了不同程度自展值支持, 分别是60%、70%和77%的自展支持率。天门冬目是由百合目和鸭跖草类复合群组成的一个单系分支的姐妹群, 但得到的支持率不高(60%), 鉴于这三者之间的关系在3个序列片段联合分析中支持率较低, 而且在本研究的两个基因联合分析以及单个基因分析中三者之间的关系均未得到解决, 所以他们之间的关系亟待进一步的探讨。无论怎样, 基于*mat*K序列单独分析以及2个序列和3个序列联合分析结果中均表明: 天门冬目、百合目和鸭跖草类复合群三者聚集成一个单系分支, 并且该单系分支在3个序列联合分析拓扑图中获得较高的自展值支持(85%)。本文的研究结果表明, 除了单独18S rDNA序列分析系统演化分支树没有将鸭跖草类复合群鉴定为单系类群外, 其他几种分析均将鸭跖草类复合群确定为单系类群, 并且在3个基因联合分析的严格一致树中得到86%的自展支持率。鸭跖草类复合群内部分支之间的系统演化关系也较Chase等(2000)的结果有所改善, 本研究的3个序列联合分析和2个序列联合分析的严格一致树均强烈支持鸭跖草目和姜目存在姐妹群关系, 获得的支持率均是100%。但是, 对于棕榈目和禾本目在鸭跖草类复合群中的系统位置以及和鸭跖草目-姜目类群之间的关系, 在本研究中未得到较好的解决, 还有待进一步研究。

3.3 单子叶植物的基部类群

本文基因联合分析和单个基因分析的结果均表明菖蒲目(菖蒲属)是单子叶植物最早分化的一个谱系, 广义泽泻目紧随其后分化出来, 二者依次和其余单子叶植物类群构成姐妹群关系。菖蒲目和其他所有单子叶植物之间的姐妹群关系, 在3个基因片段的联合分析中得到97%的强烈的自展值支持。因此, 本文的研究结果不支持吴征镒等(2003)“被子植物八纲分类系统”关于菖蒲科(菖蒲属)归属于天南星目Arales的界定, 而支持APG II (2003)关于菖蒲属的分类学界定, 即菖蒲科应单独成立为菖蒲目。从形态上来看, 菖蒲属和天南星科的主要区别在于前者具挥发性芳香油(ethereal oil)细胞, 无针晶体, 雄蕊药室具分泌型绒毡层, 具外胚乳和双子叶植物状的细胞型胚乳发育。本文的分子系统学研究表明菖蒲属是单子叶祖先类型中最古的现存传代线, 这一观点和许多前人的来自于单个基因片段分析、多个基因片段联合分析以及分子和形态联合分析的结果一致, 例如: 基于*rbc*L序列的分析(Crane et al., 1989; Chase et al., 1993; Duvall et al., 1993); 基于

*rbc*L+*atp*A序列的联合分析(Davis et al., 1998)；基于*rbc*L＋*atp*B＋18S rDNA的联合分析(Chase et al., 2000)；基于17个质粒编码基因片段的联合分析(Graham & Olmstead, 2000)；基于*rbc*L序列和形态的联合分析(Chase et al., 1995b)；基于3个序列(*rbc*L＋*atp*B＋18S rDNA)和形态数据的联合分析(Doyle & Endress, 2000)；基于*atp*B+*rbc*L+*ndh*+*trn*+*rps*+*rpl*基因的联合分析(Graham et al., 2006)。

本文分子分析表明菖蒲属和广义泽泻目依次是单子叶植物的最基部谱系，顺次成为其他单子叶植物类群的姐妹群，而不主张菖蒲属和狭义的泽泻目构成姐妹群关系，并形成一个单系分支，之后该分支成为其他单子叶植物的姐妹群(Davis et al., 2004; Doyle & Endress, 2000; Qiu et al., 2000)，也不支持菖蒲属和广义泽泻目构成姐妹群分支，而后和其余单子叶植物类群构成姐妹群关系(Stevenson et al., 2000)。

基于3个序列联合分析的严格一致树显示，狭义泽泻目由两个大的分支构成：一支是由眼子菜科、大叶藻科和丝粉藻科组成，得到100%的单系类群支持率；另一支是由泽泻科、黄花蔺科和水鳖科Hydrocharitaceae构成，得到99%的单系类群支持率。这一结果支持了Les 等(1997)关于泽泻目的系统演化的研究结果。

3.4 单子叶植物的姐妹群

本研究将单子叶植物置于其他基部被子植物的广阔背景下，从而为讨论单子叶植物与木兰类双子叶植物(magnoliid dicots)以及三沟花粉类双子叶植物(tricolpate dicots)之间的关系提供了可能。关于三者之间的系统演化关系目前存在三种主流假设：(1) (magnoliids (monocots, eudicots))(Mathews & Donoghue 1999; Graham & Olmstead 2000; Cai et al., 2006), (2) (monocots (magnoliids, eudicots)) (Nickrent et al., 2002; Zanis et al., 2002; Qiu et al., 2005)和(3) (eudicots (magnoliids, monocots)) (Soltis et al., 2000; Hilu et al., 2003)。Cai等(2006)基于61个蛋白质编码基因序列片段分析，结果显示真双子叶植物和单子叶植物是姐妹群关系，并获得了简约法分析72%和最大似然法分析99%的自展值支持率。Qiu等(2006)支持真双子叶植物和单子叶植物之间是姐妹群关系，但自展支持率小于50%。在单子叶植物的姐妹群问题上，本文研究结果显示由胡椒目、樟目、木兰目、林仙目构成的真木兰类复合群是单子叶植物的姐妹群，支持第三种假设。基于多个基因序列片段的联合分析，真木兰类复合群内部系统演化关系基本得到了确立(Qiu et al., 1999, 2000)，但真木兰类复合群的单系性、林仙目/胡椒目和樟目/木兰目的姐妹关系在这些早期多个序列分析构建的系统演化拓扑图中仅获得较弱或中等的自展支持率。最近基于8个质体、线粒体和核糖体基因序列分析，Qiu等(2006)首次对真木兰类复合群的单系性、四目之间的系统关系提供了较高支持率。Cai等(2006)的研究结果也为上述关系提供了较高的自展支持率。本文研究结果显示在真木兰类复合群内，木兰目和樟目形成姐妹群关系，胡椒目和林仙目形成姐妹群关系，木兰目-樟目和胡椒目-林仙目又形成姐妹分支，但是真木兰类复合群内的4个目级成员之间的系统演化关系在本研究中均未得到自展值支持(<50%)，因此它们之间的姐妹群关系有待进一步的考证。

关于单子叶植物姐妹群的研究，本文的分子系统学研究结果和其他前人研究结果的比较详见表5。本文的分子系统学研究表明金鱼藻目和真双子叶植物构成姐妹群分支，而不支持金鱼藻目和单子叶植物是姐妹群的关系(Graham & Olmstead, 2000)，也不支持金

鱼藻目和真双子叶植物二者组成的分支成为单子叶植物的姐妹群(Graham et al., 2000)。在本文的3个序列联合分析、两个序列联合分析以及*mat*K序列单独分析中均表明水生类群睡莲目是仅次于互叶梅科之后的早期分化的被子植物谱系，而不支持睡莲目和单子叶植物之间存在姐妹群关系的观点(Doyle & Endress, 2000)。

表5 本文关于单子叶植物姐妹群研究结果和前人研究结果比较

Table 5 Comparison of the sister clades of monocots between present analysis and others research

研究 Research	方法 Methods	结果 Results
present paper	*mat*K+*rbc*L+18S rDNA	eumagnoliids ((Magnoliales-Laurales)+(Piperales-Canellales))
Chase et al., 2000	*rbc*L+*atp*B+18S rDNA	eumagnoliids (Piperales (Laurales (Magnoliales-Canellales)))
Doyle & Endress, 2000	morphology	Nymphaeales
Graham & Olmstead, 2000	17 genes (*rps12*, *rps7*, *ndh*B, *rpl2*, *atp*B, *rbc*L, *ndh*F, *psb*D, *psb*C, *psb*E, *psb*F, *psb*L, *psb*J, *psb*B, *psb*T, *psb*N, *psb*H)	*Ceratophyllum*-eudicots
Mathews & Donoghue, 1999	phA+phC	eudicots
Savolainen et al., 2000a, b	*atp*B+*rbc*L	eumagnoliids ((Piperales-Laurales) +(Magnoliales-Canellales))
Soltis et al., 2000	*rbc*L+*atp*B+18S rDNA	eumagnoliids (uncertain)
Hilu et al., 2003	*mat*K	Chloranthales
Cai et al., 2006	61 plastid-encoded protein genes	eudicots
Graham et al., 2006	*atp*B+*rbc*L+*ndh*+*trn*+*rps* +*rpl*	*Ceratophyllum*-eudicots
Qiu et al., 2006	*atp1*, *mat*R, *nad5*, *atp*B, *mat*K, *rbc*L, *rpoC2*, 18S rDNA	eudicots

致谢 台湾宜兰社区大学邱锦和教授赠送田葱材料，武汉大学王青锋教授赠送长喙毛茛泽泻和泽苔草材料，中国科学院昆明植物研究所的孙航研究员赠送芒苞草材料，中国科学院昆明植物研究所邓敏博士和马长乐博士在采集样品期间给予了很多的帮助，吉林大学的孙革教授提供了诸多宝贵的学术意见，谨表谢忱。

参 考 文 献

APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. Botanical Journal of the Linnean Society 141: 399–436.

Bharathan G, Zimmer E A. 1995. Early branching events in monocotyledons. In: Rudall P J, Crib P J, Cutler D F, Humphries C J eds. Monocotyledons: Systematics and Evolution. London: Royal Botanic Garden, Kew. 81–107.

Borsch T, Hilu K W, Quandt D, Wilde V, Neinhuis C, Barthlott W. 2003. Noncoding plastid *trn*T-*trn*F sequences reveal a well resolved phylogeny of basal angiosperms. Journal of Evolutionary Biology 16: 558–576.

Bult C, Kallersjo M, Suh Y. 1992. Amplification and sequencing of 16S/18S rDNA from gel purified total plant DNA. Plant Molecular Biology Reporter 10: 272–284.

Cai Z Q, Penaflor C, Kuehl J V, Leebens-Mack J, Varlson J E, dePamphilis C W, Boore J L, Jansen R K. 2006. Complete plastid genome sequences of *Drimys*, *Liriodendron*, and *Piper*: implications for the phylogenetic relationships of magnoliids. BioMed Central Evolutionary Biology 6: 77.

Chase M W, Albert V A. 1998. A perspective on the contribution of plastid *rbc*L DNA sequences to angiosperm phylogenetics. In: Soltis D E, Soltis P S, Doyle J J eds. Molecular Systematics of Plants II: DNA Sequencing. Boston: Kluwer Academic Publishers. 488–507.

Chase M W, Cox A V. 1998. Gene sequences, collaboration, and analysis of large data sets. Australian Systematic Botany 11: 215–229.

Chase M W, Duval M R, Hills H G, Conran J G, Cox A V, Eguiarte L E, Hartwell J, Fay M F, Caddick L R, Cameron K M, Hoot S. 1995a. Molecular phylogenetics of Lilianae. In: Rudall P J, Crib P J, Cutler D F, Humphries C J eds. Monocotyledons: systematics and evolution. London: Royal Botanic Garden, Kew.

109–137.

Chase M W, Fay M F, Savolainen V. 2000. Higher-level classification in the angiosperms: new insights from the perspective of DNA sequence data. Taxon 49: 685–704.

Chase M W, Soltis D E, Olmstead R G, Morgan D R, Les D H, Mishler B D, Duvall M R, Price R, Hills H G, Qiu Y L, Kron K A, Retting J H, Conti E, Palmer J D, Manhart J R, Sytsma K J, Michaels H J, Kress W J, Karol K G, Clark W D, Hedren M, Gaut B S, Jansen R K, Kim K J, Wimpee C F, Smith J F, Furnier G R, Strauss S H, Xiang Q Y, Plunkett G M, Soltis P S, Williams S E, Gadek P A, Quinn C J, Eguiarte, L. E., Golenberg E, Learn G H, Graham S, Barrett S C H, Dayanandan S, Albert V A. 1993. Phylogenetics of seed plants: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbc*L. Annals of the Missouri Botanical Garden 80: 528–580.

Chase M W, Soltis D E, Soltis P S, Rudall P J, Fay M F, Hahn W H, Sullivan S, Joseph J, Molvray M, Kores P J, Givnish T J, Sytsma K J, Pipes J C. 2000. High-level systematics of the monocotyledons: an assessment of current knowledge and a new classification. In: Wilson K L, Morrison D A eds. Monocots: Systematics and Evolution. Collingwood: CSIRO. 3–16.

Chase M W, Stevenson D W, Wilkin P, Rudall P J. 1995b. Monocot systematics: a combined analysis. In: Rudall P J, Cribb P J, Cutler D F, Humphries C J eds. Monocots: Systematics and Evolution. London: Royal Botanic Garden, Kew. 685–730.

Chen Z-D (陈之端), Lu A-M (路安民). 1997. Origin and early evolution of Angiosperms: retrospect and prospects. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 34: 375–384.

Crane P R, Donoghue M J, Doyle J A, Friis E M. 1989. Angiosperm origins. Nature 342: 131.

Davis J I, Simmonds M P, Stevenson D W, Wendel J F. 1998. Data decisiveness, data quality, and incongruence in phylogenetic analysis: an example from the monocotyledons using mitochondrial *atp*A sequences. Systematic Biology 47: 282–310.

Davis J I, Stevenson D W, Petersen G, Seberg O, Campbell L M, Freudenstein J V, Goldman D H, Hardy C R, Michelangeli F A, Simmons M P, Specht C D, Verga-Silva F, Gandolfo M. 2004. A phylogeny of the monocots, as inferred from *rbc*L and *atp*A sequence variation, and a comparison of methods for calculation jackknife and bootstrap values. Systematic Botany 29: 467–510.

Doyle J J, Doyle J L. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. Phytochemical Bulletin 19: 11–15.

Doyle J A, Endress P K. 2000. Morphological phylogenetic analysis of basal angiosperms: comparison and combination with molecular data. International Journal of Plant Sciences 161 (6 Suppl.): S121–S153.

Duvall M W, Clegg M T, Chase M W, Clark W D, Kress W J, Hills H G, Eguiarte L E, Smith J F, Gaut B S, Zimmer E A, Learn G H. 1993. Phylogenetic hypotheses for the monocotyledons constructed from *rbc*L sequence data. Annals of the Missouri Botanical Garden 80: 607–619.

Feng Y-X (俸宇星), Wang X-Q (汪小全), Pan K-Y (潘开玉), Hong D-Y (洪德元). 1998. A revaluation of the systematic positions of the Cercidiphyllaceae and Daphniphyllaceae based on *rbc*L gene sequence analysis, with reference to the relationship in the “lower” Hamamelidae. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 36: 411–422.

Fuse S, Tamura M N. 2000. A phylogenetic analysis of the plastid *mat*K gene with emphasis on Melanthiaceae sensu lato. Plant Biology 2: 415–427.

Graham S M, Reeves P A, Burns A C E, Olmstead R G. 2000. Microstructural changes in noncoding chloroplast DNA: interpretation, evolution, and utility of indels and inversions in basal angiosperm phylogenetic inference. International Journal of Plant Sciences 161 (6 Suppl.): S83–S96.

Graham S W, Olmstead R G. 2000. Utility of 17 chloroplast genes for inferring the phylogeny of the basal angiosperms. American Journal of Botany 87: 1712–1730.

Graham S W, Zgurski J M, Mcpherson M A, Cherniawsky D M, Saarela J M, Horne E S C, Smith S Y, Wong W A, O’Brien H E, Biron V L, Pires C P, Olmstead R G, Chase M W, Rai H S. 2006. Robust inference of monocot deep phylogeny using an expanded multigene plastid data set. In: Columbus J T, Friar E A, Hamilton C W, Porter J M, Prince L M, Simpson M G eds. Monocots: Comparative Biology and Evolution, Rancho Santa Ana Botanical Garden, Claremont, CA (in press).

Hillis D M, Dixon M T. 1991. Ribosomal DNA: molecular evolution and phylogenetic inference. The Quarterly Review of Biology 66: 411–453.

Hilu K W, Borsch T, Muller K, Soltis D E, Soltis P S, Savolainen V, Chase M W, Powell M P, Alice L A, Evans R, Sauquet H, Neinhuis C, Slotta T A B, Rohwer J G, Campbell C S, Chatrou L W. 2003. Angiosperm phylogeny based on *mat*K sequence information. American Journal of Botany 90: 1758–1776.

Johnson L A, Soltis D E. 1994. *mat*K DNA sequences and phylogenetic reconstruction in the Saxifragaceae sensu stricto. Systematic Botany 19: 143–156.

Les D H, Cleland M A, Waycott M. 1997. Phylogenetic studies in Alismatidae, II: evolution of marine angiosperms (seagrasses) and hydrophily. Systematic Botany 22: 443–463.

Mathews S, Donoghue M J. 1999. The root of angiosperm phylogeny inferred from duplicate phytochrome genes. Science 286: 947–950.

Nadot S, Bittar G, Carter L, Lacroix R, Lejeune B. 1995. A phylogenetic analysis of monocotyledons based on the chloroplast gene *rps*4, using parsimony and a new numerical phenetics method. Molecular Phylogenetics and Evolution 4: 257–282.

Nandi O I, Chase M W, Endress P K. 1998. A combined cladistic analysis of angiosperms using *rbc*L and non-molecular data sets. Annals of the Missouri Botanical Garden 85: 137–212.

Nickrent D L, Blarer A, Qiu Y L, Soltis D E, Soltis P S, Zanis M. 2002. Molecular data place Hydnoraceae with Aristolochiaceae. American Journal of Botany 89: 1809–1817.

Qiu Y L, Dombrovska O, Lee J, Li L, Whitlock B A, Bernasconi-Quadroni F, Rest J S, Davis C C, Borsch T, Hilu K W, Renner S S, Soltis D E, Soltis P S, Zanis M J, Cannone J J, Gutell R R, Powell M, Savolainen V, Chatrou L W, Chase M W. 2005. Phylogenetic analysis of basal angiosperms based on nine plastid, mitochondrial, and nuclear genes. International Journal of Plant Sciences 166: 815–842.

Qiu Y L, Lee J, Bernasconi-Quadroni F, Soltis D E, Soltis P S, Zanis M, Zimmer E A, Chen Z, Savolainen V, Chase M W. 1999. The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. Nature 402: 404–407.

Qiu Y L, Lee J, Bernasconi-Quadroni F, Soltis D E, Soltis P E, Zanis M, Zimmer E A, Chen Z, Savolainen V, Chase M W. 2000. Phylogeny of basal angiosperms: analyses of five genes from three genomes. International Journal of Plant Sciences 161 (Suppl.): 3–27.

Qiu Y L, Li L, Hendry T A, Li R, Taylor D W, Issa M J, Ronen A J, Vekaria M L, White A M. 2006. Reconstructing the basal angiosperm phylogeny: evaluating information content of the mitochondrial genes. Taxon 55: 837–856.

Qiu Y L, Palmer J D. 2004. Many independent origins of *trans*-splicing of a plant mitochondrial group II intron. Journal of Molecular Evolution 59: 80–89.

Savolainen V, Chase M W, Hoot S B, Morton C M, Soltis D E, Bayer C, Fay M F, De Bruijn A Y, Sullivan S, Qiu Y L. 2000a. Phylogenetics of flowering plants based on combined analysis of plastid *atp*B and *rbc*L gene sequences. Systematic Biology 49: 306–362.

Savolainen V, Fay M F, Albach D C, Backlund A, van der Bank M, Cameron K M, Johnson S A, Lledó M D, Pintaud J C, Powell M, Sheahan M C, Soltis D E, Soltis P S, Weston P, Whitten W M, Wurdack K J, Chase M W. 2000b. Phylogeny of the eudicots: a nearly complete familial analysis based on *rbc*L gene sequences. Kew Bulletin 55: 257–309.

Soltis D E, Soltis P S, Nickrent D L, Johnson L A, Hahn W J, Hoot S B, Sweere J A, Kuzoff R K, Kron K A, Chase M W, Swensen S M, Zimmer E A, Chaw S M, Gillespie L J, Kress W J, Sytsma K J. 1997. Angiosperm phylogeny inferred from 18S ribosomal DNA sequences. Annals of the Missouri Botanical Garden 84: 1–49.

Soltis D E, Soltis P S, Chase M W, Mort M E, Albach D C, Zanis M, Savolainen V, Hahn W H, Hoot S B, Fay M F, Axtell M, Swensen S M, Prince L M, Kress W J, Nixon K C, Farris J S. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbc*L, and *atp*B sequences. Botanical Journal of the Linnean Society 133: 381–461.

Stevenson D W, Davis J I, Freudenstein J V, Hardy C R, Simmons M P, Specht C D. 2000. A phylogenetic analysis of monocotyledons based on morphological and molecular character sets, with comments on the placement of *Acorus* and Hydatellaceae. In: Wilson K L, Morrison D A eds. Monocots: Systematics and Evolution. Collingwood: CSIRO. 17–24.

Swofford D L. 2001. PAUP*: phylogenetic analysis using parsimony, version 4.0b8. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.

Wu Z-Y (吴征镒), Lu A-M (路安民), Tang Y-C (汤彦承), Chen Z-D (陈之端), Li D-Z (李德铢). 2003. The Families and Genera of Angiosperms in China－A Comprehensive Analysis (中国被子植物科属综论). Beijing: Science Press.

Zanis M J, Soltis D E, Soltis P S, Mathews S, Donoghue M J. 2002. The root of the angiosperms revisited. Proceedings of the National Academy of Sciences 99: 6848–6853.

Zanis M J, Soltis D E, Soltis P S, Qiu Y L, Zimmer E A. 2003. Phylogenetic analyses and perianth evolution in basal angiosperms. Annals of the Missouri Botanical Garden 90: 129–150.